Caldasia 19(3): 507-520

DIVERSIDAD DE INSECTOS Y AVES INSECTIVORAS DE SOTOBOSQUE EN HABITATS PERTURBADOS DE SELVA LLUVIOSA TROPICAL

Luis Germán Naranjo
Patricia Chacón de Ulloa

Departamento de Biología, Universidad del Valle, A. A. 25360, Cali, COLOMBIA
CElect:lnaranjo@biologia.univalle.edu .co, pachacon@biologia.univalle.edu.co

Resumen
Para examinar la variación en abundancia y diversidad de aves insectívoras y de sus presas en sotobosque de selva lluviosa tropical perturbada, entre marzo de 1993 y mayo de 1994 medimos variables estructurales de la vegetación y cuantificamos la abundancia, riqueza y diversidad de insectos y aves en ocho parcelas de 0 a más de 10 años de sucesión secundaria. Exceptuando la cobertura del dosel, que aumentó con la madurez del bosque, la vegetación no presentó tendencias relacionadas con el tiempo de regeneración del bosque. La variación en cuanto a tamaños de tallos (clases de DAP) y a la densidad total de plantas entre parcelas estuvo relacionada con las diferencias de riqueza y diversidad de insectos. Aunque la variación en riqueza y diversidad de aves insectívoras no presentó tendencias significativas, su abundancia estuvo relacionada tanto con la diversidad de estratos verticales como con la diversidad de clases de DAP. Las variaciones en la abundancia y en la riqueza de aves insectívoras estuvieron asociadas con la abundancia de insectos. La riqueza de insectos fue igualmente un predictor adecuado de la abundancia de insectívoras. Las coordenadas polares de las parcelas (ordenación de Bray-Curtis con base en la composición y abundancia de aves insectívoras) se relacionaron inversamente con el tiempo de regeneración de las mismas.

Palabras clave: aves, insectos, métodos, sotobosque, selva lluviosa, diversidad.

Abstract
To examine variation in species composition, stability and diversity of insectivorous birds and their prey in understory habitats of disturbed rainforest, from March 1993 to May 1994 we measured structural variables of the vegetation and quantified bird and insect species richness and diversity at eight plots ranging from 0 to over 10 years of secondary succesion. Of all the vegetation variables, only canopy cover tended to increase with forest age. Variation of DBH classes and total density of plants among plots explained changes in both insect richness and diversity. While variation in bird species richness and diversity among plots did not show significant trends, the abundance of insectivores was related both to foliage height diversity and DBH diversity. Insect abundance explained both bird abundance and species richness, and insect richness was an adequate predictor of abundance of insectivorous birds. The polar coordinates of the study plots (Bray-Curtis ordination based on the abundances of insectivorous birds) were inversely related to forest age.

Key Words: birds, insects, methods, understory, tropical rainforest, diversity.

Introducción

El impacto negativo de las actividades humanas sobre los bosques tropicales es innegable. Incluso las más optimistas estimaciones de la tasa actual de destrucción de selvas indican que una proporción significativa de la biodiversidad tropical enfrenta un riesgo inminente de extinción en el futuro cercano (Wilson 1992). No obstante, el conocimiento acerca de la forma como dichas perturbaciones afectan a diferentes grupos de organismos es aún incipiente. Así por ejemplo, la relación entre aves insectívoras y la madurez del bosque tropical no ha sido suficientemente enfatizada en argumentos conservacionistas y la información disponible es incluso contradictoria. Al respecto, mientras Kattan et al. (1994) mencionan la vulnerabilidad de las aves insectívoras de sotobosque a la perturbación antropogénica de sus habitats y particularmente a la fragmentación de los mismos, Andrade & Rubio-Torgler (1994) encontraron que en la Amazonia colombiana muchas de estas aves son pobres indicadoras del estado de perturbación.

Adicionalmente, si bien la riqueza de insectos en todos los estadios sucesionales del bosque tropical es supuestamente elevada, se carece casi completamente de pruebas para demostrar el impacto de la variación espacial o temporal de este recurso sobre las aves insectívoras. Aunque una gran mayoría de especies de aves de bosques tropicales incluyen insectos en su dieta, hasta la fecha pocos autores han examinado cuantitativamente, en relación con ellas, la variación en la disponibilidad de su recurso alimenticio. Como excepciones notables, se destacan los trabajos de Poulin & Lefebvre (1996) y Poulin et al. (1992, 1994) que han examinado la influencia de la variación temporal de la abundancia de artrópodos sobre diferentes aspectos de la biología de aves pertenecientes a diferentes gremios tróficos en ecosistemas neotropicales.

De lo anterior, se pueden plantear las posibles relaciones entre las aves insectívoras de estratos bajos de bosques tropicales con la fisionomía de la vegetación y con la disponibilidad del recurso alimenticio. Por un lado, son notorios los cambios en la densidad y la complejidad de la vegetación del sotobosque y de la selva tropical a lo largo de la sucesión. El incremento de la heterogeneidad espacial del habitat (tanto horizontal como vertical) conlleva el cambio asociado de características microclimáticas. Un gradiente ambiental de este tipo debería imponer a su vez un incremento de la diversidad, o al menos la abundancia y/o la riqueza de organismos dependientes de la fisionomía de la vegetación (MacArthur & MacArthur 1961; Rotenberry & Wiens 1980). Es de suponer que las especies fitófagas de insectos respondan a esta oferta estructural de su habitat (Crawley, 1982; Schowalter 1985). Murdoch et al. (1972) comprobaron que la diversidad de insectos herbívoros en su estudio estuvo estrechamente correlacionada con la diversidad, tanto florística como estructural, de la vegetación.

De otro lado, la naturaleza inestable de los estadios sucesionales tempranos y el cambio en las condiciones microclimáticas podrían ser responsables por una impredecibilidad en la composición taxonómica de la entomofauna. Cambios climáticos estacionales son responsables por fluctuaciones en las poblaciones de insectos (e. g. Young, 1982; Smythe, 1990). De la misma manera, sería de esperar un gradiente en la riqueza y diversidad de las aves insectívoras del sotobosque en respuesta a la impredecibilidad en la distribución espacial de su recurso alimenticio (Morse 1970). En este sentido, las perturbaciones antropogénicas conducentes al crecimiento secundario de la vegetación, podrían ser responsables por el establecimiento de este tipo de gradientes, si bien el comportamiento de los mismos ha sido pobremente estudiado en selvas lluviosas de zonas bajas (Andrade & Rubio-Torgler 1994).

Con base en estos precedentes, el presente estudio pretendió determinar las relaciones existentes entre la heterogeneidad espacial de la vegetación, la abundancia y diversidad de insectos y la composición y diversidad de la avifauna insectívora en una serie de parcelas de selva lluviosa tropical de diferentes edades de regeneración. Mediante la documentación de los cambios estructurales de la vegetación de sotobosque y la cuantificación de la abundancia y diversidad de insectos en parcelas de selva de diferente edad de regeneración, examinamos las diferencias en la composición, la abundancia y la diversidad de la avifauna insectívora. Para el logro de nuestros objetivos, examinamos secuencialmente las siguientes hipótesis: 1) La heterogeneidad espacial del sotobosque, definido arbitrariamente como el conjunto de estratos por debajo de una altura de 6 m, varía horizontal y verticalmente, de acuerdo con el tiempo de regeneración del bosque; 2) La riqueza y diversidad de especies de insectos de piso y del sotobosque, aumenta en relación directa con la heterogeneidad espacial de su habitat y 3) La abundancia, riqueza y diversidad de especies de aves insectívoras de sotobosque se relaciona directamente con la riqueza de especies de insectos.

Materiales y métodos

LOCALIDAD DE ESTUDIO. El trabajo de campo se llevó a cabo en la cuenca del Río Tatabro (3°42'N, 76°58'W), localizada en el Municipio de Buenaventura, Valle del Cauca, entre los 65 y 80 msnm. Esta localidad se ubica en la zona de vida de bosque muy húmedo tropical (bmh-T) (Espinal 1968). El área de la cuenca y zonas adyacentes, correspondientes a la Colonia Agrícola del Río Tatabro (COAGRITA) y a la Concesión Forestal de la Asociación Municipal de Usuarios Campesinos (AMUC), incluye bosque en distintos estadios sucesionales con una historia conocida de intervención antropogénica. Se utilizó como campamento base el centro de visitantes establecido en la zona por la Fundación Herencia Verde.

Para el trabajo de campo se demarcaron ocho parcelas (unidades de muestreo) de aproximadamente 1 ha de extensión cada una, correspondientes a distintas edades de sucesión secundaria (1-3, 4-6, 7-9, 10 años). Puesto que la historia de intervención en cada una de las parcelas fué única, solamente pueden agruparse en pares en lo concerniente a su edad; en lo sucesivo, estas edades se denominarán, respectivamente, parcelas 1, 2, 3 y 4. La escogencia de las parcelas, determinada por la edad de las mismas, se hizo con base en la información provista por el investigador local y de acuerdo con la facilidad de acceso. De acuerdo con la información de los habitantes de la zona, todas las parcelas fueron taladas en alguna ocasión, dejándose en ellas apenas algunos árboles aislados. Las líneas de redes y sitios para las trampas de insectos dentro de las parcelas se ubicaron de tal forma que se mantuviera una distancia mínima de 50 m entre éstos y el borde de la parcela (con respecto al tipo de vegetación adyacente). En este sentido es preciso aclarar que la vegetación del área es un mosaico de pequeños parches con diferentes historias y tiempos de intervención y que todas las parcelas estaban rodeadas de bosque.

La actividad de campo durante los 12 meses de trabajo consistió en el muestreo intercalado de dos tratamientos por mes, es decir, 37 días de muestreo para un total de 1184 horas/hombre. Este esfuerzo representa 6 muestreos por parcela.

MUESTREO DE LA VEGETACIÓN. En septiembre de 1993 y abril de 1994 se llevó a cabo la medición de la vegetación en las parcelas. La heterogeneidad horizontal dentro de cada parcela se cuantificó siguiendo el protocolo de Blake & Hoppes (1986), con modificaciones. En cada una de las parcelas se definieron tres transectos de 12.5 m de longitud y 2 m de ancho, paralelos a las líneas de redes para captura de aves. En los transectos registramos el número de plantas con una altura ≥ 2m, discriminando por formas de desarrollo así: helechos, palmas, otras monocotiledóneas y dicotiledóneas. Las plantas se asignaron a una de nueve clases de tamaño: < 8, 8-15, 15-23, 23-38, 38-53, 53-69, 69-84, 84-102 y >102 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP, siguiendo la metodología de James & Shugart 1970).

La heterogeneidad vertical dentro del habitat se cuantificó siguiendo la metodología de Mills et al. (1991), usando una varilla de aluminio de seis metros de longitud, marcada a intervalos de 10 cm sobre los cuales se observó la intercepción de vegetación hasta una distancia de 10 cm perpendiculares a ambos lados. Con estos datos fue posible obtener el volumen total de la vegetación por sitio de muestreo, lo mismo que la diversidad de estratos foliares en el plano vertical (ver análisis estadísticos).

Adicionalmente, en cada línea de redes se hicieron ocho mediciones (cuatro en cada extremo) de la cobertura del dosel, empleando un densiómetro esférico cóncavo Forestry Suppliers Inc., procesando los datos según la metodología de Lemmon (1957).

Muestreo de insectos. Se empleó un juego de 10 trampas ubicadas al azar por cada unidad de muestreo (e. g. parcela), así: seis trampas de caída (pitfall traps) para insectos terrestres y cuatro trampas aéreas tipo Malaise (Southwood 1978; dos a 1 m de altura y dos a 3 m). Los insectos fueron preservados en alcohol para su transporte al laboratorio. Durante los muestreos rutinarios, se realizó además muestreo manual de insectos, particularmente en el follaje del sotobosque, entre la hojarasca e intersticios de cortezas y bajo troncos caídos, a lo largo de las trochas de acceso a las redes y trampas. En la captura de insectos, invertimos 1344 horas/trampa Malaise, 1728 horas/trampa de caída y aproximadamente 96 horas/hombre de muestreo manual.

Los insectos, separados por su procedencia (parcela, fecha, tipo de trampa), fueron contados e identificados al nivel taxonómico de familia de acuerdo con las claves de Borror & White (1970) y Borror et al. (1989). Durante el procesamiento de las muestras, se preparó una colección de referencia empleada posteriormente en la identificación de nuevas muestras y en la separación de items en la dieta de las aves. La colección ha sido catalogada y depositada en el museo de entomología de la Universidad del Valle.

Muestreo de aves. Las observaciones y muestreo de aves se realizaron durante tres días cada mes. En cada unidad de muestreo se colocaron, un día al mes, de las 05:30 a las 12:30, tres redes de 12 x 2.6 m, 36 mm de ojo de malla entre 0 y 2.5 m de altura y tres entre 2.5 y 5 m (organizadas en pares). El esfuerzo total de captura de aves fue de 3054 horas/red (1527 horas/ línea de muestreo). Con el fin de eliminar variabilidad temporal en los datos de captura, en cada día se hizo el muestreo simultáneo de las dos parcelas de igual edad siguiendo a Karr (1979). Las redes se revisaron cada hora y cada ave capturada se identificó al nivel de especie utilizando la guía de campo de Hilty & Brown (1986), se pesó con pesolas con una precisión de 0.1 g, se marcó con una combinación individual de anillos plásticos de colores y se trató con solución salina con el fin de examinar la importancia de los insectos en su dieta. A cada individuo capturado en las redes se le administró por vía oral una dosis de solución salina al 10% en volumen para forzar su defecación o regurgitación (Moody 1970, Tomback 1975); buscando minimizar el riesgo de mortalidad de aves capturadas, este procedimiento no se aplicó a los colibríes. Las muestras fecales y alimento regurgitado por las aves fueron puestos en papel filtro, y preservados en alcohol para la identificación posterior de apéndices, partes bucales y otras estructuras quitinizadas de los insectos presentes en la ingesta. Posteriormente, las muestras de ingesta de las aves fueron separadas al estereoscopio y montadas en placas portaobjetos. Para cada especie de ave, Rocha (1996) preparó un catálogo gráfico de los ítems encontrados, en el cual cuantificó el número de veces que cada elemento apareciera registrado. Tanto las placas como el catálogo están depositados en la colección de entomología de la Universidad del Valle y los conteos de presas y otros componentes de las dietas han sido archivados en la base electrónica de datos (Rocha 1996).

Análisis estadísticos. Con base en las medidas de la vegetación tomadas en el campo, se crearon las siguientes variables para la caracterización de la heterogeneidad espacial del habitat:

a) Volumen total de la vegetación (TVV), calculado de acuerdo con el protocolo de Mills et al. (1991) como TVV = h/10p, donde h es el número total de intercepciones de la vegetación sobre el tubo de aluminio en todos los intervalos de altura en los puntos muestreados y p el número de puntos de muestreo (2 por línea de redes).

b) Diversidad de estratos foliares (FHD), calculada con el índice de Shannon - Weaver considerando como categorías discretas ("especies") intervalos de altura de 60 cm.

c) Cobertura de dosel (COB), expresada en porcentaje.

d) Diversidad de tamaños de tallos (DDAP), calculada con el índice de Shannon-Weaver con base en las categorías arbitrarias de DAP consideradas como "especies".

e) Diversidad de formas de desarrollo (DFD), obtenida con el índice de Simpson considerando a Palmas, otras Monocotiledóneas, Dicotiledóneas y Helechos como "especies".

f) Densidades: se estimó la densidad total (DT) de plantas con altura superior a 2 m dentro de los transectos de banda, lo mismo que las densidades de cada una de las formas de desarrollo mencionadas en el literal anterior (respectivamente, DP, DM, DD y DH).

La ordenación de las parcelas se hizo mediante el método de ordenación polar de Bray-Curtis (citado por Ludwig & Reynolds 1988), con base en las abundancias de las aves confirmadas por Rocha (1996) como insectívoras o frugívoras-insectívoras.

El examen de la relación entre conjuntos de variables (vegetación vs. insectos, vegetación vs. aves, insectos vs. aves), se hizo mediante análisis de correlación paramétrica, previo examen de la normalidad en la distribución de los datos.

Resultados

CARACTERIZACIÓN DEL HABITAT. Puesto que los suelos y el patrón de utilización de la tierra en la zona son irregulares, hubo algunas diferencias en la fisionomía de parcelas de edad supuestamente igual. Mientras la parcela 1A era un claro completamente despejado con plantas cultivadas (yuca, plátano, chontaduro, maíz), la parcela 1B era un lote recién abierto y luego abandonado, en el cual se dejó un número apreciable de árboles de sombrío. Las parcelas 2A y 2B eran rastrojos densos con árboles grandes intercalados; la 2B podía considerarse como un rodal homogéneo de Melastomataceae, mientras la 2A era aparentemente más diversa en su composición florística. Un caso similar se presentó con las parcelas 3A y 3B, con la complicación adicional de diferencias topográficas: la parcela 3A era muy pendiente en tanto la 3B tenía zonas planas y zonas empinadas. Las parcelas 4A y 4B fueron más similares en aspecto, con árboles de porte considerable (15 m en altura) y un sotobosque poco denso.

Con excepción de la parcela 1A, las parcelas permanecieron sin intervención humana externa durante todo el estudio. La parcela 1A, además de sufrir dos crecientes del río, fué alterada por la tala de un árbol, el sembrado de dos pequeños cultivos (30% del área total), la excavación de dos estanques y la construcción de una edificación.

Las comparaciones pareadas de todas las variables estructurales de la vegetación entre las dos mediciones mediante pruebas de t de Student no arrojaron diferencias significativas entre muestreos ($p > 0.05$ en todos los casos). Considerando que los frecuentes e intensos procesos de perturbación natural y artificial del habitat en la parcela 1A constituía una fuente de sesgo en los datos, decidimos eliminar este sitio para los análisis estadísticos que siguen a continuación.

Con excepción de la cobertura del dosel y la diversidad de tamaño de tallos, no se observaron tendencias marcadas en las variables estructurales atribuibles a la edad de las parcelas (Tabla 1). Sin embargo, estas dos tendencias aparentes no resultaron significativas en los análisis de correlación con respecto a la edad de la parcela usada como variable independiente ($r = 0.678$ para cobertura de dosel y $r = 0.351$ para diversidad de tamaño de tallos; $p > 0.05$ en ambos casos).

COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE LA ENTOMOFAUNA. Capturamos 5252 especímenes de 1345 especies pertenecientes a 15 órdenes de Insecta (ver Apéndice I

Tabla 1. Valores promedio de las variables estructurales de la vegetación por parcela (véase la metodología para la explicación de los cálculos).

PARCELA	Diversidad de formas de desarrollo	Volumen total de la vegetación	Diversidad de estratos foliares	Diversidad horizontal	Cobertura del Dosel	Densidad total de plantas
1A	0.76	0.92	2.63	0.25	44.91	0.43
1B	0.42	1.47	1.54	0.68	91.19	0.60
2A	0.64	1.79	1.95	0.41	87.85	0.42
2B	0.79	1.60	2.71	0.36	94.67	0.81
3A	0.70	1.40	1.84	0.83	93.28	0.45
3B	0.77	1.72	1.87	0.88	96.30	0.45
4A	0.56	1.57	1.93	0.78	95.76	0.61
4B	0.64	1.12	1.86	0.55	96.06	0.40

para la abundancia y riqueza de cada orden en las distintas parcelas).

Los grupos mas diversos fueron los Diptera e Hymenoptera que conformaron el 59.8% del total de las especies, mientras el 40.2% estuvo repartido entre los otros órdenes siendo el de los coleópteros el más representado. Respecto a la riqueza, el promedio de especies por parcela fue de 269 con valores mas bajos para las parcelas 3A y 4B y con el máximo en la parcela 2B. En cuanto a la abundancia, el promedio de individuos por parcela fue de 656 con un mínimo para la parcela 3A y un máximo para la parcela 2A. Las muestras de las parcelas mas jóvenes, cuya vegetación incluía pequeños parches de plantas cultivadas, presentaron una rica y abundante fauna de insectos asociados a estas plantas (e. g. Lepidoptera y Coleoptera masticadores de follaje, abejas polinizadoras de malezas, avispas parásitas de larvas, chinches depredadores, entre otros). En cambio, en las parcelas viejas se encontraron pocos individuos de especies asociadas a madera en descomposición (Coleoptera, Dermaptera), Orthoptera de gran tamaño asociados a corteza de árboles altos, nidos de hormigas especialistas y abundantes dípteros hematófagos, entre otros.

Las diferencias en riqueza y diversidad de insectos entre parcelas con edades diferentes (Tabla 2) sugieren una relación consistente con la hipótesis de respuesta de la entomofauna a los cambios estructurales de la vegetación dependientes del tiempo de regeneración. El índice de diversidad de Shannon tuvo los máximos valores para las parcelas jóvenes, tendencia que se demostró con la correlación negativa altamente significativa ($r = -0.805$, $p = 0.02$) entre edad de las parcelas y H'.

Por otra parte, la densidad total de plantas se correlacionó positiva y significativamente con la riqueza y con la diversidad de insectos (respectivamente, $r = 0.759$, $p = 0.04$ y $r = 0.787$, $p = 0.03$).

COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE LA AVIFAUNA. En el trabajo con redes obtuvimos 635 capturas de 63 especies de aves. Las familias mejor representadas fueron Trochilidae (13 especies), Formicariidae (11), Thraupidae (7) y Tyrannidae (6). Para los análisis siguientes se consideraron las 33 especies que, además de haberse capturado más de una vez, tuvieron restos de insectos en 25% o más de las excretas y regurgitados analizados por Rocha (1996; Apéndice II). Los colibríes no se incluyeron dentro de la muestra puesto que, a pesar de que muchas especies son reconocidas como parcialmente insectívoras, en este estudio la confirmación

Tabla 2. Abundancia, riqueza y diversidad de insectos para las diferentes parcelas calculadas con base en la muestra total.

VARIABLE	PARCELA							
	1A	1B	2A	2B	3A	3B	4A	4B
Total de especímenes capturados	431	267	271	299	198	208	266	214
Riqueza de especies	747	515	752	734	483	627	725	669
Diversidad de especies (H')	2.63	2.16	1.99	2.15	1.86	1.91	1.97	1.76
Equidad (J')	0.93	0.89	0.82	0.87	0.81	0.82	0.81	0.70

de su dieta no se obtuvo mediante el uso de regurgitación o defecación inducida.

La abundancia de aves que incluyeron insectos en su ingesta (Tabla 3) disminuyó en relación con la diversidad de tamaños de tallos (r = - 0.884) y tendió a aumentar en relación con la diversidad de estratos verticales (r = 0.693), si bien ninguna de estas correlaciones resultó significativa (p = 0.08 en ambos casos). La riqueza y la diversidad de especies no exhibieron ninguna correlación significativa, pero esta última tendió a disminuir en relación con el incremento en la densidad total de plantas de sotobosque (r = - 0.645, p = 0.11).

Tanto la abundancia como la riqueza de aves que incluyeron consistentemente insectos en su dieta, se correlacionaron positiva y significativamente con la abundancia de insectos en las muestras. Por su parte, la diversidad de aves insectívoras no covarió con ninguno de los índices ecológicos de la entomofauna (Tabla 4).

La ordenación polar de las parcelas con base en el total de capturas de las 33 especies de aves incluídas en los análisis precedentes resultó congruente con el tiempo de regeneración del bosque. El análisis de correlación entre las coordenadas de las parcelas sobre el eje de ordenación y la edad de las parcelas presentó una tendencia cercana a la significancia estadística (r = - 0.686, p = 0.08).

Discusión

ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN. Nuestra hipótesis original de variación en la heterogeneidad del hábitat en relación con la edad de regeneración de las parcelas tuvo una comprobación incipiente, puesto que ninguna de las correlaciones entre variables estructurales de la vegetación y el tiempo de sucesión resultó significativa. No obstante, el incremento en la diversidad de clases de DAP y el decrecimiento tanto del volumen total de la vegetación como en la densidad total de plantas del sotobosque en relación con la edad de las parcelas, resultan consistentes con nuestros supuestos iniciales.

Pese a la falta de resultados significativos, nuestros hallazgos revelan la historia diferente de parcelas de edad similar como lo sugirió Pearson (1975) para la Amazonia. En el caso de Tatabro, además de factores endógenos que han guiado la sucesión vegetal tales como la pendiente, el drenaje y la configuración de los suelos y muy probablemente la distancia a y la diversidad de fuentes de semillas, la historia reciente de nuestras parcelas ha estado puntuada por una serie de factores exógenos de perturbación en el sentido de White & Pickett (1985).

Aunque la edad sucesional de cada parcela, obtenida de información verbal de los pobladores locales es confiable, el rango temporal comprendido en el estudio puede no tener mucha significancia para la arquitectura de la vegetación puesto que las par-

Tabla 3. Abundancia, riqueza y diversidad de especies de aves insectívoras para las ocho parcelas durante el año de estudio.

VARIABLE	PARCELA 1A	1B	2A	2B	3A	3B	4A	4B
Total de individuos capturados	32	48	68	83	30	41	59	66
Riqueza de especies	14	14	18	16	12	17	19	20
Diversidad de especies (H’)	3.24	2.90	3.39	2.97	3.28	3.83	3.48	3.50
Equidad (J’)	0.851	0.762	0.814	0.744	0.917	0.937	0.820	0.810

celas no fueron utilizadas necesariamente con igual intensidad. La ausencia de una variación clinal en la estructura de la vegetación puede ser entonces interpretada, de una manera adicional, como consecuencia del prolongado tiempo necesario para el retorno de campos abandonados a la configuración fisionómica de la selva primaria como lo señalan Reiners et al. (1994).

COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE LA ENTOMOFAUNA. Pocos estudios han enfatizado en las posibles correlaciones entre diversidad estructural de la vegetación y diversidad de especies de insectos. Murdoch et al. (1972) encontraron que la diversidad de Homoptera se correlacionó positivamente con la diversidad de estratos verticales de la vegetación. La ausencia de esta relación en nuestro estudio puede deberse, muy posiblemente, a diferencias en escala para la medición de esta variable fisionómica, pues en el Río Tatabro únicamente se consideró el estrato inferior del bosque.

Por otra parte, la tendencia a la disminución de la riqueza de insectos en Tatabro en relación con el incremento en diversidad de clases de DAP ($r = -0.673$, $p = 0.09$), sugiere que la heterogeneidad horizontal puede también contribuír a explicar patrones de variación en esta variable. No obstante, esta interpretación es apenas tentativa puesto que a medida que aumenta la edad de regeneración, la distancia entre el dosel del bosque y el estrato considerado en este estudio se incrementa, lo cual puede introducir sesgos en la obtención de muestras con las trampas Malaise, responsables en nuestro estudio por la mayoría de las capturas.

Las correlaciones positivas y significativas entre la densidad total de plantas de sotobosque y la riqueza y diversidad de la entomofauna están de acuerdo

Tabla 4. Coeficientes de correlación de Pearson entre los índices ecológicos de la entomofauna y de aves insectívoras (en negrillas, se resaltan aquellas estadísticamente significativas, con $p \leq 0.05$).

INSECTOS	AVES Abundancia	Riqueza de especies	Diversidad de especies
Abundancia	**0.831**	**0.792**	0.218
Riqueza de especies	**0.743**	0.142	-0.608
Diversidad de especies	0.330	0.325	**-0.726**

con nuestra segunda hipótesis dada la tendencia de esta variable estructural a disminuír con la edad del bosque. Adicionalmente, la disminución de la abundancia y la diversidad de insectos en relación con la edad de regeneración de las parcelas corrobora nuestras hipótesis iniciales, pese a la ausencia de diferencias significativas en la heterogeneidad espacial del habitat entre parcelas de diferente edad.

La movilidad de los insectos y su directa relación con la habilidad de dispersión (o habilidad para volar), ha sido asociada al grado de permanencia del hábitat. Así, Brown (1986) observó que la abundancia de especies fitófagas voladoras decreció en un gradiente sucesional de 1 a 11 años. Nuestros resultados confirman ésta observación; la diversidad de insectos, principalmente voladores, fue máxima en las parcelas jóvenes y disminuyó progresivamente con la edad sucesional hasta las parcelas de más de 10 años. Sin embargo esta interpretación hay que tomarla con cautela, puesto que nuestro muestreo con trampas malaise captura principalmente especies buenas voladoras, como dípteros e hymenópteros, las cuales pueden ocupar otros estratos de la vegetación a medida que se incrementa la distancia entre el dosel y las capas inferiores con la edad del bosque.

COMPOSICIÓN Y DIVERSIDAD DE LA AVIFAUNA. La abundancia y diversidad de aves de sotobosque encontradas en el Río Tatabro en este estudio, son comparables a aquellas observadas en gradientes de perturbación antropogénica en la selva lluviosa de la amazonia por Andrade & Rubio-Torgler (1994). Con base en los resultados de estos autores, calculamos índices de captura de 0.20 aves/ red/ hora y 0.023 especies/red/hora, mientras que nuestros datos del Río Tatabro produjeron índices de 0.21 aves/red/hora y 0.021 especies/red/hora. Sin embargo, la distribución taxonómica de la avifauna de Tatabro difiere de la encontrada por Andrade & Rubio-Torgler (1994). Por ejemplo, mientras en la Amazonia colombiana estos autores encontraron que el grupo dominante en cuanto a número de especies capturadas en desarrollo secundario fue la familia Formicariidae con 21.6% del total de especies, este mismo grupo de aves en Tatabro fue el segundo en número de especies (después de la familia Trochilidae) con apenas 17.5% del total.

Este tipo de diferencias explica, al menos parcialmente, la disimilitud en las relaciones tróficas de ambos ensamblajes. Sin embargo es importante anotar que cuando se tienen en cuenta solamente las especies de estratos bajos que incluyen insectos en su dieta, el grupo tanto taxonómico como trófico dominante en ambos conjuntos es el de los Formicariidae, aunque con proporciones aún mas diferentes (17.7% en el Amazonas vs. 24.2% en el Río Tatabro).

La ausencia de una relación entre los índices de diversidad aviar y la heterogeneidad vertical de la vegetación (FHD) en cierta forma era de esperarse, pues como ha sido señalado por varios autores (e.g. Karr 1980, MacArthur 1964, Pearson 1975), esta correlación no se presenta para cualquier tipo de habitat ni con cualquier conjunto de aves. Sin embargo, es igualmente notable la ausencia de correlaciones entre estos índices y otras variables estructurales de la vegetación. En este sentido sobresale la ausencia de una tendencia en relación con el volumen de la vegetación el cual, como fué planteado por Mills et al. (1991), puede ser un predictor adecuado de la diversidad de especies de aves. El alejamiento entre nuestros resultados y las predicciones derivadas de la teoría ecológica es, sin lugar a dudas, el resultado de nuestro muestreo parcial de la avifauna dentro del plano vertical del bosque, lo mismo que de la obtención de la información únicamente a partir de capturas con redes de niebla. Este último aspecto, puesto de relieve recientemente (Remsen & Good 1996, Stiles & Rosselli MS), impone una interpretación muy cautelosa de nuestros resultados.

Las relaciones entre los índices ecológicos calculados para la entomofauna y los de aves insectívoras apoyan nuestra tercera hipótesis, puesto que la variación en la abundancia y la riqueza de aves fue adecuadamente explicada por las diferencias en la disponibilidad de alimento potencial entre parcelas de diferente edad. Aunque podría pensarse que la dominancia numérica de las capturas de insectos voladores con las trampas Malaise en nuestro estudio no representa adecuadamente la disponibilidad de alimento para la mayoría de las aves incluídas en nuestros análisis, cabe mencionar que los números de insectos capturados por este método se correlacionaron significativamente con la abundancia de estos animales derivada de los muestreos manuales (Chacón de Ulloa & Naranjo 1996).

De otro lado, es importante resaltar la correlación negativa y significativa entre las diversidades de insectos y aves insectívoras. Aunque en un sentido contrario a lo que fuera predicho originalmente en el diseño de este trabajo, esta relación puede explicarse biológicamente como la respuesta a distintas posibilidades de superposición de dietas para las aves. De esta forma, los habitats con una baja diversidad de insectos podrían ofrecer un conjunto de presas con altas densidades, lo cual permitiría la coexistencia de una avifauna insectívora diversa utilizando al menos en parte el mismo recurso alimenticio.

La ordenación de las parcelas con base en la abundancia y composición de la avifauna insectívora sugiere un gradiente de madurez del habitat, lo que corresponde a las diferentes fases de desarrollo de la vegetación secundaria de selva lluviosa reconocidas por Walschburger & von Hildebrand (1990). Dichos autores, trabajando en la Amazonia colombiana, identificaron el "crecimiento secundario temprano" desde el abandono de parcelas intervenidas hasta los cinco años y el "crecimiento secundario avanzado" desde los cinco hasta cerca de 20 años de abandono.

A pesar de la ausencia de diferencias significativas en las variables estructurales de los dos grupos, la fisionomía de la selva en sucesión temprana y tardía es suficientemente distintiva como para ofrecer una base discriminatoria para algunas especies de aves con hábitos alimentarios especializados. Como lo planteó Pearson (1975), las especies insectívoras que buscan su alimento en la corteza de los árboles o entre el follaje, requieren una tasa de retorno energético suficientemente alta como para compensar el esfuerzo de búsqueda. Si bien las parcelas jóvenes fueron particularmente diversas en su entomofauna, dicha diversidad corresponde al ensamblaje de especies voladoras, normalmente fuera del alcance de aves como los Formicariidae, Furnariidae, Dendrocolaptidae y Troglodytidae, grupos que presentaron especies exclusivas al grupo de parcelas maduras (ver Apéndice II para especies exclusivas). De esta forma, puede afirmarse tentativamente que el ensamblaje de aves insectívoras de sotobosque y piso en la selva lluviosa del Pacífico colombiano, contiene especies que pueden ser indicadores confiables de calidad de habitat.

Agradecimientos

Queremos destacar la dedicación, ayuda y hospitalidad de los coinvestigadores locales Héctor Fabio Valencia y José Castañeda, de nuestros anfitriones Cirilo, Rosa, Teófilo y Colombia, de los asistentes de campo Jorge Aldana, Javier Bustos, Joaquín Navia y Víctor Hugo Serrano y de los asistentes de laboratorio Inge Armbrecht, Gloria Guevara y Raúl Leonardo Rocha. La realización de este estudio fué posible gracias al apoyo de la New York Zoological Society, Wildlife Conservation International, Biopacífico y la Vicerrectoría de Investigaciones de la Universidad del Valle. La Colonia Agrícola del Río Tatabro (COAGRITA) permitió realizar nuestro trabajo de campo en inmejorables condiciones y la Fundación Herencia Verde facilitó sus confortables instalaciones. Con sus comentarios y críticas constructivas, F. Gary Stiles y Humberto Alvarez contribuyeron significativamente a mejorar versiones preliminares de nuestro manuscrito. A todos ellos, muchas gracias.

Literatura Citada

Andrade, G. I. & H. Rubio-Torgler. 1994. Sustainable use of the Tropical Rain Forest: evidence from the avifauna in a shifting-cultivation habitat mosaic in the Colombian Amazon. Conservation Biology 8:545-554.

Blake, J. G. & W. G. Hoppes. 1986. Influence of resource abundance on use of tree-fall gaps by birds in an isolated woodlot. Auk 103:328-340.

Borror, D. J., C. A. Triplehorn & N. F. Johnson. 1989. *An introduction to the study of insects,* 6th Ed. Saunders College Publishing.

Borror, D. J. & R. E. White. 1970. *A field guide to the insects of America north of Mexico.* Houghton Mifflin Co, Boston.

Brown, V. K. 1986. Life cycle strategies and plant succession. Págs. 105-124 *en*: Taylor, F. & R. Karban (Eds.). *The Evolution of Insect life cycles.* Springer - Verlag, Nueva York

Chacón de Ulloa, P. & L. G. Naranjo. 1996. Heterogeneidad espacial y diversidad de insectos en la selva lluviosa tropical del Pacífico colombiano. p. 33 *en*: Memorias VI Congreso Latinoamericano de Entomología, 26-30 Mayo. Mérida, Yucatán, México.

Crawley, M. J. 1982. *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions.* Studies in Ecology Vol. 10. Scientific Publications, Londres.

Espinal, L. S. 1968. Vision ecologica del Departamento del Valle del Cauca. Universidad del Valle, Cali.

Hilty, S. L. & W. H. Brown. 1986. *A guide to the Birds of Colombia.* Princeton University Press, Princeton, NJ.

James, F. C. & H. H. Shugart, Jr. 1970. A quantitative method of habitat description. Audubon Field Notes 24:727-736.

Karr, J. R. 1979. On the use of mist nets in the study of bird communities. Inland Bird Banding 51:1-10.

Karr, J. R. 1980. Geographical variation in the avifauna of tropical forest undergrowth. Auk 97:283-298.

Kattan, G. H., H. Alvarez-López & M. Giraldo. 1994. Forest fragmentation and bird extinctions: San Antonio eighty years later. Conservation Biology 8:138-146.

Lemmon, P. E. 1957. A new instrument for measuring forest overstory density. Journal of Forestry 55:667-668.

Ludwig, J. & J. W. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology: a primer.* John Wiley & Sons, Nueva York.

MacArthur, R. H. 1964. Environmental factors affecting bird species diversity. Amer. Nat. 98:387-397.

MacArthur, R. H. & J. W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. Ecology 42:594-598.

Mills, G. S., J. B. Dunning, Jr. & J. M. Bates. 1991. The relationship between breeding bird density and vegetation volume. Wilson Bulletin 103:468-479.

Moody, 1970. A method for obtaining food samples from insectivorous birds. Auk 87:579.

Morse, D. H. 1970. Ecological aspects of some mixed-species foraging flocks of birds. Ecological Monographs 40:119-168.

Murdoch, W. W., F. C. Evans & C. H. Peterson. 1972. Diversity and pattern in plants and insects. Ecology 53:819-829.

Pearson, D. L. 1975. The relation of foliage complexity to ecological diversity of three amazonian bird communities. Condor 77:453-466.

Poulin, B. & G. Lefebvre. 1996. Dietary relationships of migrant and resident birds from a humid forest in Central Panama. Auk 113: 277-287.

Poulin, B., G. Lefebvre & R. McNeil. 1992. Tropical avian phenology in relation to abundance and exploitation of food resources. Ecology 73:2295-2309.

Poulin, B., G. Lefebvre & R. McNeil. 1994. Diets of land birds from northeastern Venezuela. Condor 96:354-367.

Reiners, W. A., A. F. Bowman, W. F. J. Parsons & M. Keller. 1994. Tropical Rain Forest conversion to pasture: changes in vegetation and soil properties. Ecological Applications 4:363-377.

Remsen, J. V. & D. A. Good. 1996. Misuse of data from mist-net captures to assess relative abundances in bird populations. Auk 113:381-398.

Rocha, R. L. 1996. Obtención, análisis y preservación de dietas de aves insectívoras en la selva lluviosa tropical del Pacífico colombiano. Tesis de Grado en Biología, Universidad del Valle, Cali.

Rotenberry, J. T. & J. A. Wiens. 1980. Habitat structure, patchiness, and avian communities

in North American steppe vegetation: a multivariate analysis. Ecology 61:1228-1250.

SCHOWALTER, T. D. 1985. Adaptations of insects to disturbance. Págs. 235-252 *en*: Picket, S. T. & P. S. White (eds.): *The Ecology of Natural Disturbance and patch Dynamics*. New York: Academic Press Inc.

SMYTHE, N. 1990. Abundancia estacional de insectos nocturnos en un bosque neotropical. pp. *en*: Leigh, E. G., A. S. Rand & D. M. Windsor (eds.). *Ecología de un bosque tropical: ciclos estacionales y cambios a largo plazo*. Smithsonian Tropical Research Institute, Panamá.

SOUTHWOOD, T. R. E. 1978. *Ecological methods*. Chapman & Hall, Londres.

TOMBACK, D. F. 1975. An emetic technique to investigate food preferences. Auk 92:581-583.

WALSCHBURGER, T. & P. VON HILDEBRAND. 1990. The first 26 years of forest regeneration in natural and man-made gaps in the Colombian Amazon. p. 457 *en*: Gómez-Pompa, A., T. C. Whitmore & M. Hadley (eds.). *Rain forest regeneration and management*. Man and the Biosphere Series, vol. 6, United Nations Education.

WARREN, M. S. & R. S. KEY. 1991. Woodlands: past, present, and potential for insects. Págs. 55-211 *en*: Collins, N. M. & J. A. Thomas (eds.). *The conservation of insects and their habitats*. Academic Press, Nueva York.

WHITE, P. S. & S. T. A. PICKETT. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. Págs. 3-13 *en*: Pickett, S. T. A. & P. S. White (eds.). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Nueva York.

WILSON, E. O. 1992. *The Diversity of Life*. New York: W. W. Norton & Co.

YOUNG, A. M. 1982. *Population biology of tropical insects*. Plenum Press, Nueva York.

Apéndice I. Número de morfoespecies de insectos en las distintas parcelas discriminados por Orden.

ORDEN	PARCELAS							
	1A	2A	3A	4A	1B	2B	3B	4B
Diptera	170	106	68	95	77	122	86	60
Hymenoptera	106	77	64	98	70	89	58	62
Coleoptera	60	35	25	36	52	34	26	41
Homoptera	27	12	6	12	23	16	9	8
Orthoptera	25	16	13	4	21	11	9	16
Lepidoptera	26	7	9	11	9	9	12	10
Hemiptera	4	6	5	6	6	3	2	9
Dyctioptera	2	3	6	3	4	3	3	5
Trichoptera	1	5	2	0	3	9	2	0
Odonata	6	1	0	0	0	0	0	0
Dermaptera	0	0	0	0	1	0	0	4
Psocoptera	0	1	0	1	1	1	1	0
Isoptera	1	1	0	0	0	1	1	0
Phasmatodea	1	1	0	0	0	1	1	0
Neuroptera	1	0	0	0	0	0	0	0
Collembola	1	0	0	0	0	0	0	0
Total de capturas	747	752	483	725	515	734	627	669
No. Morfoespecies	431	271	198	266	267	299	208	214

Apéndice II. Capturas de aves incluidas en los análisis (ver texto para una explicación del criterio de selección).

ESPECIE	PARCELAS								
	1A	2A	3A	4A	1B	2B	3B	4B	Total
Malacoptila panamensis	0	0	0	1	0	0	0	4	5
Micromonacha lanceolata	0	1	1	0	1	0	0	0	3
Dendrocincla fuliginosa	1	0	0	1	0	0	1	0	3
Glyphorhynchus spirurus	3	2	1	4	0	6	6	3	25
Xiphorhynchus erythropygius	0	0	0	1	0	0	1	0	2
Hyloctistes subulatus	0	0	0	2	0	0	0	0	2
Mymotherula fulviventris	0	0	0	0	0	2	2	1	5
Gymnopithys bicolor	11	2	0	1	1	2	4	4	15
Hylopezus fulviventris	0	0	1	0	0	1	0	0	2
Hylopezus perspicillatus	0	0	0	0	0	0	0	2	2
Microrhopias quixensis	0	0	0	2	0	0	0	0	2
Myrmeciza exsul	0	0	2	2	1	0	2	1	8
Myrmeciza immaculata	0	1	0	2	0	0	1	1	5
Myrmeciza nigricauda	0	2	2	0	1	0	0	0	5
Mionectes olivaceus	3	2	6	5	2	3	1	4	26
Myiobius villosus	0	1	0	0	0	1	2	1	5
Myiornis ecaudatus	3	0	0	0	0	0	0	0	3
Rhynchocyclus brevirostris	0	1	0	0	0	0	0	1	2
Terenotriccus erythrurus	0	1	2	2	0	0	0	1	5
Chloropipo holochlora	0	6	0	0	3	1	1	0	1
Manacus vitellinus	1	9	4	6	3	21	3	3	50
Pipra coronata	0	3	5	20	3	11	4	4	50
Microcerculus marginatus	0	0	0	1	0	0	3	0	4
Thryothorus nigricapillus	1	6	3	0	3	3	0	1	17
Microbates cinereiventris	0	0	0	1	0	1	2	3	7
Catharus ustulatus	0	0	1	0	0	1	0	0	2
Basileuterus fulvicauda	1	0	0	0	0	0	0	1	2
Chlorothraupis olivacea	0	1	0	1	0	0	0	0	2
Chlorothraupis stolzmanni	0	0	0	0	0	1	1	0	2
Euphonia xanthogastra	1	3	0	0	1	0	0	1	6
Mitrospingus cassini	2	4	0	1	6	1	0	6	20
Tachyphonus delatrii	11	22	3	4	21	25	5	23	114
Tangara johannae	1	0	0	2	0	0	0	0	3
Tangara lavinia	2	0	0	0	1	0	2	0	5
Arremon aurantiirostris	1	1	0	0	1	2	0	1	6
Total por parcela	32	68	30	59	48	80	39	65	421